昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, November 2011, 54(11): 1297－1304　　ISSN 0454-6296

野外条件下广聚萤叶甲对豚草的产卵选择

曹振军，孟　玲，李保平*
（南京农业大学植物保护学院，农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室，南京 210095）

摘要：为探究影响广聚萤叶甲 *Ophraella communa* LeSage 选择豚草产卵的环境因素，在南京城郊于 2009 年 6 月 23 日至 9 月 1 日豚草生长季节，跟踪调查了 60 个豚草斑块上落卵数量动态，运用跨栏模型分析了影响叶甲产卵以及产卵数量的因素。结果表明：(1)产卵发生随季节延长、豚草被取食程度增大、株高增长、暴露环境中斑块增大而增加，但随遮蔽环境中豚草斑块增大、开花、开花后季节延长、季节延长情况下被取食程度增大、开花后被取食程度增大等因素而降低；(2)落卵数量随季节延长、豚草被取食程度增大、暴露环境、开花期被取食程度增大、开花期株高增长等因素而增加，但随豚草开花、季节延长情况下被取食程度增大而减小；(3)落卵量随季节延长而增大的幅度在豚草营养生长期明显大于开花期，在暴露环境中随季节延长而呈明显直线增大，但在遮阴环境中先直线增加，于10 周后趋缓。研究结果说明，影响产卵发生与落卵数量的因素不完全一致，产卵发生与落卵数量主要受因子之间互作的影响，而较少受到单因素的独立影响。

关键词：广聚萤叶甲；产卵选择；豚草；环境因素；跨栏模型；入侵生物学
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)11-1297-08

Oviposition selection of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) on common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in the field

CAO Zhen-Jun, MENG Ling, LI Bao-Ping* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: To explore the potential factors that influence host plant selection of *Ophraella communa* for oviposition on common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*), a consecutive field survey of 60 plant patches for egg deposition was made in the field. Hurdle models were fitted to analyze factors that influence probability of oviposition and the amount of eggs deposited on plants. The results showed that: (1) Oviposition increased with progress of the season, feeding damage level, plant height, and patch size in open environment, but decreased with plant patch size, blossom, seasonal progress in blossom, and feeding damage level with progress of the season and after blossom. (2) Number of eggs deposited on plants increased with progress of the season, feeding damage level, open environment, feeding damage level at the blossom stage, and plant height at the blossom stage, but decreased with blossom, and feeding damage level with progress of the season. (3) The increase of eggs on plants with progress of the season was more distinct during vegetative growth stage than blossom stage, and constantly linear in open environment, but linear at first and then asymptotic in shading environment. The study suggests that the factors influencing oviposition selection are not identical to those affecting quantity of egg deposition, and the influence is exercised more through interactions between factors than single factor alone.

Key words: *Ophraella communa*; oviposition selection; *Ambrosia artemisiifolia*; environmental factors; hurdle model; invasion biology

最优产卵理论是解释植食性昆虫寄主选择机理的重要理论(Scheirs, 2002)，“选择-表现”假说认为，雌成虫应该选择在最有利其后代个体存活和生长发育的寄主上产卵(Jaenike, 1978)，但也有许多研究发现雌虫作出不利于其子代发育的产卵选择(Mayhew, 2001)。对此，先后提出多种假说进行解

基金项目：国家重点基础研究发展规划项目(2009CB119200)；国家科技支撑计划课题(2006BAD08A18)
作者简介：曹振军，男，1981 年生，山东东营人，博士，从事入侵生物学研究
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lbp@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2011-04-15；接受日期 Accepted: 2011-09-15

释，主要围绕究竟是雌成虫有意而为作出的适应性选择(Scheirs, 2002; Bonebrake *et al*., 2010)，还是受限于条件作出的非适应性选择(Mayhew, 2001)。植食性昆虫在搜寻寄主植物中时常面临两种抉择，一是取食获得补偿营养，另一是产卵；解释前一选择行为用最优搜寻理论(Stephens and Krebs, 1986)，解释后一选择行为用最优产卵理论(Jaenike, 1978)。当这两种选择出现冲突时，就会发生“选择”与“表现”不一致的现象，对此，Scheirs (2002)提出综合运用这两个理论来理解植食性昆虫选择与表现的关系，其核心是为了认识植食性昆虫的产卵选择机理，有必要同时考虑其搜寻行为。但由于环境条件的限制，研究昆虫产卵选择常用的室内实验方法，通常不考虑搜寻行为因素或假定搜寻行为是一个常量，如此得到的研究结果难以揭示昆虫在野外的实际产卵选择行为。因此，迫切需要开展野外调查研究，因为植食性昆虫在野外开放条件下的产卵选择，是搜寻行为与产卵选择的综合表现，故开展野外产卵选择的研究，筛选出影响植食性昆虫产卵选择的主要因素，可为进一步深入探索产卵选择机理提供重要假说。对此，本文以专食性广聚萤叶甲为材料，进行野外调查以探究影响其产卵选择的环境因素。

广聚萤叶甲 *Ophraella communa* 原产于北美，自2005年报道发现于中国华东地区以来，目前已扩散南至广东韶关(黄红英和徐剑，2009)、北至江苏徐州等地(孟玲和李保平，2005；孟玲等，2007)。由于专食豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L.，广聚萤叶甲已被用于豚草生物防治(陈红松等，2009)。豚草在农田生态系统中罕有成片分布，常呈不连续斑块状分布，散生于路边、渠埂或撂荒地块，但在野外调查中常见广聚萤叶甲幼虫群聚于个别植株严重取食，而其邻近植株却完好无损，说明广聚萤叶甲雌成虫对豚草植株有着明显的选择性。为了探究影响广聚萤叶甲产卵选择的因素，本研究针对南京城郊各种环境中的豚草斑块分布情况，选择了60个豚草斑块进行全季节跟踪调查，采用跨栏模型分析了影响广聚萤叶甲产卵选择的主要潜在因素。

1 材料和方法

1.1 样地

调查地点在江苏省南京市江浦区南京农业大学江浦农场(北纬32°01′39″~32°02′05″N，东经118°37′36″~118°38′00″E)，该地位于长江北岸，属于农田生态系统，受人为影响较大。豚草无大面积集中分布，以不同大小的斑块分散于不同生境中。

1.2 调查方法

选择代表不同生境类型、间断分布的豚草片区(即斑块)60个，作为固定调查样点，每个样点随机抽取5株豚草挂牌标记，不足5株的样点全部标记，作为固定植株，每隔5~7 d对所有样点的固定植株进行调查，测度相关变量(表1)，观察是否落卵，计数落卵量。调查自2009年6月23日开始，此时叶甲刚开始产卵，同年9月1日结束，此时最后一代叶甲几乎停止产卵。

表1 调查与分析的因子变量

Table 1 Definition of explanatory variables in the survey

自变量类型 Variable type	影响变量 Variable	定义 Definition
连续变量 Continuous	株高 Plant height (cm)	从地面到主茎生长点的高度 Height from ground to the growth point of stem.
	斑块大小(株) Patch size (number of plants)	斑块是具有独立边界、生长在一起的一片豚草，它孤立于其他豚草斑块 A patch is a group of plants with distinct edge, which is isolated from other similar groups.
	被取食程度 Feeding damage level	分7级 Seven levels: 0: 叶面未被食 Without feeding; 1: 1%~5%叶面积被食 1%-5% of leaf area consumed; 2: 5%~25%叶面积被食 5%-25% of leaf area consumed; 3: 25%~50%叶面积被食 25%-50% of leaf area consumed; 4: 50%~75%叶面积被食 50%-75% of leaf area consumed; 5: 75%~100%叶面积被食 75%-100% of leaf area consumed; 6: 整株枯死 The whole plant dead.
	时间 Time (week)	自开始调查起按周次累计计算 Weeks from the beginning to the end of the survey.
属性变量 Categorical	光照环境 Light environment	遮阴 Shading; 暴露 Sunny.
	豚草生育期 Growth period	营养生长期 Vegetative growth stage; 开花期 Blossom stage.

1.3 数据统计与分析

由于调查数据（落卵量）含有过多的零值（图1），即零值膨胀现象，故其概率分布难以满足经典广义线性模型的普松分布或负二项分布假定，为对付此类问题，数据分析采用“跨栏模型”（hurdle model）（Zeileis *et al.*，2008）。该模型包含两部分，即用基于负二项分布的 logistic 回归模型拟合零值与非零值数据，用基于普松分布的对数线性模型拟合非零值数据，故又称“二段式条件模型”（two-part，conditional model）（Cunningham and Lindenmayer，2005）。该模型最早用于数量经济学研究（Cameron and Trivedi，1998），后来引入生态学（Cunningham and Lindenmayer，2005；Zuur *et al.*，2009）。该模型数学表达式为：

$$f_{\text{hurdle}}(y;\ x,\ z,\ \beta,\ \gamma) = \begin{cases} f_{\text{zero}}(0;\ z,\ \gamma) & \text{if } y = 0 \\ (1 - f_{\text{zero}}(0;\ z,\ \gamma)) \cdot f_{\text{count}}(y;\ x,\ \beta)/(1 - f_{\text{count}}(y;\ x,\ \beta)) & \text{if } y > 0 \end{cases}$$

式中，x 和 z 为协变量；β 和 γ 为离差参数，用最大似然法估计（Zeileis *et al.*，2008）。跨栏模型的主要优点在于模型拟合与变量解释分别进行，同时也有利于计算（Cunningham and Lindenmayer，2005）。数据分析在 R 统计软件平台上用 pscl 功能包，分布型用负二项分布（Zuur *et al.*，2009；R Development Core Team，2008）。

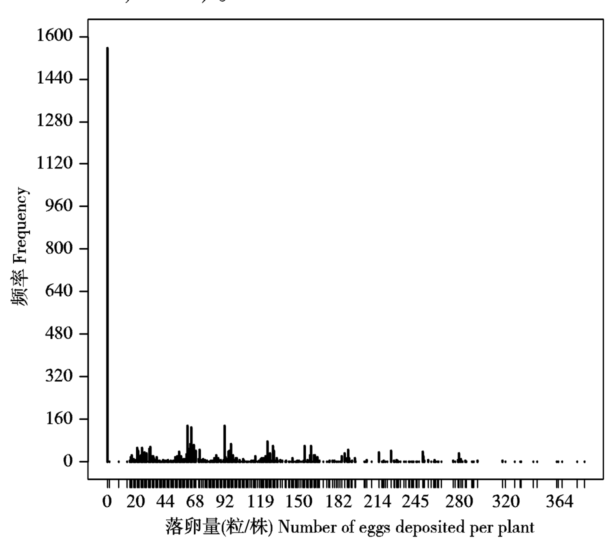


图 1 广聚萤叶甲在豚草上落卵量的频率分布图

Fig. 1 Frequency of eggs deposited on *Ambrosia artemisiifolia* by *Ophraella communa*

2 结果与分析

2.1 影响产卵发生的因素

模型拟合结果表明，除豚草株高仅单独对产卵发生概率具有显著影响外，时间、豚草被取食程度、斑块大小、光照和生育期等因素除单独具有显著影响外，还具有显著的互作效应（表 2）。这些因素对产卵发生概率的影响分为两方面，一是提高产卵概率，例如，豚草被取食程度每增加 1 级，产卵概率提高 13.8 倍；从调查之日起每增加 1 周，发生产卵的概率增加 56.4%；在暴露环境中，豚草斑块每增加 1 株植物被产卵的概率提高 3.4%。二是降低产卵概率，例如，开花期豚草被产卵的概率比生长期豚草降低 55.0%；在开花的情况下，调查时间每增加 1 周，产卵概率降低约 20%，植株被取食程度每增加 1 级，产卵概率降低 57%。

2.2 影响落卵量的因素

在所调查的因素中，除植株斑块大小对落卵量没有显著影响外，时间、豚草被取食程度、株高、光照和生育期等因素单独或互作显著影响落卵量（表 2）。这些因素对落卵量的影响表现在两方面，一是增加卵量，例如，豚草被取食程度每增加 1 级，落卵量增加 42.9%（系数 0.357 的反对数）；与遮阴环境下的豚草相比，暴露环境中的豚草落卵量增加 53.3%；豚草株高与生育期存在显著互作，在开花情况下植株每增高 1 cm，落卵量增加 1%。二是降低落卵量，例如，与营养生长豚草相比，开花期豚草上落卵量降低 55.9%；时间与植株被取食程度之间存在显著互作，自调查开始每推进 1 周，如果植株被取食程度增大 1 级，则植株落卵量降低 2%；植株生育期与被取食程度存在显著互作，在植株开花的情况下，被取食程度每增大 1 级，落卵量降低 9%。

2.3 落卵量随环境因素的变化趋势

豚草无论在遮阴还是暴露环境中、营养生长期还是开花期，植株上的落卵量与其被取食程度均存在明显的正相关关系，即随被取食程度增大，落卵量明显增多（图 2）。从调查之日起，无论在遮阴还是暴露环境中，落卵量随时间而逐渐增多，但在豚草开花后，落卵量变化不明显。从落卵量变化幅度看，在遮阴环境中，无论豚草处于生长期还是开花期，落卵量随时间呈直线增大；但在暴露环境中，落卵量在豚草生长期随时间而呈直线增大，但在开花期逐渐趋平（图 3）。豚草斑块大小和株高与落卵量无明显相关性（图 4，5）。

表 2 拟合广聚萤叶甲在豚草上的落卵量与协变量关系的跨栏模型系数

Table 2 Estimates of coefficients of the hurdle model fitted to number of eggs deposited on *Ambrosia artemisiifolia* as affected by covariates

变量[1] Explanatory variable	零跨栏模型(Logistic 模型) Zero hurdle model			计数模型(Log-linear 模型) Count model	
	系数 Coefficient	标准误 *SE*	发生比率比[2] Odd ratio	系数 Coefficient	标准误 *SE*
常数项 Constant	-4.564 ***	0.429	0.010	3.427 ***	0.135
时间(周) Time (week)	0.447 ***	0.069	1.564	0.098 ***	0.017
斑块大小(株) Patch size (number of plants)	-0.030 ***	0.008	0.970	-	-
被取食程度 Feeding damage (level)	2.626 ***	0.361	13.82	0.357 ***	0.068
株高 Plant height (cm)	0.007 *	0.003	1.007	0.001	0.002
豚草生育期 Growth period	-0.599 *	0.357	0.550	-0.581 ***	0.139
光照环境 Light environment	1.592	0.674	4.914	0.427 ***	0.123
时间×被取食程度 Time×feeding damage level	-0.093 *	0.039	0.911	-0.016 ***	0.005
时间×豚草生育期 Time×growth period	-0.209 ***	0.052	0.811	-0.015	0.014
斑块大小×光照环境 Patch size×light environment	0.034 ***	0.006	1.034	-	-
被取食程度×豚草生育期 Feeding damage×growth period	-0.834 *	0.374	0.434	0.085 *	0.042
株高×豚草生育期 Plant height×growth period	-	-	-	0.007 ***	0.001
$\mathrm{Log}\theta^3$	-	-	-	1.219 ***	0.012

[1]变量的定义见表 1，仅列出具有显著影响的变量 See Table 1 for definitions of the variables, and here only those having significant effects are listed; [2]代表产卵发生概率 Odd ratio indicates probability of oviposition; [3] θ 为图形状参数，代表观测值的过度散布程度 The shape parameter describing the extent of overdispersion. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

3 讨论

本研究对 60 个豚草斑块进行了全季节跟踪调查，对落卵量数据应用跨栏模型进行的分析可归纳为两个主要结论：1)影响豚草上落卵发生概率与落卵量大小的因素不完全一致，例如，显著影响落卵发生概率的因素为豚草斑块大小、株高、时间×生育期、斑块大小×光照，而显著影响落卵数的因素是光照、豚草株高×生育期；2)豚草上落卵发生概率与落卵量大小主要受因子之间互作的影响，较少受到单一因素的独立影响，例如，单独影响落卵发生概率的因素只有豚草株高，单独影响落卵量大小的因素只有光照，而其他因素不仅单独、而且互作影响落卵发生概率和落卵数量。

植食性昆虫从远距离搜寻并找到寄主植物包含一系列行为过程，来自植物和环境因子的视觉和化学信号刺激在搜寻中发挥着主要作用(Finch and Collier, 2000)。但找到寄主植物未必一定产卵，因为产卵与否还取决于对其他若干因素的评价，包括植物物理和化学特性、自身状态(如抱卵量、寄主剥夺、日龄等)、环境因素(如温度、湿度)和其他生物(如捕食者)等等(Bernays and Chapman, 1994; Schoonhoven *et al*., 2005)。Finch 和 Collier(2000)提出的“适当/非适当降落理论”(appropriate/non-appropriate landing theory)认为，植食性昆虫在根据

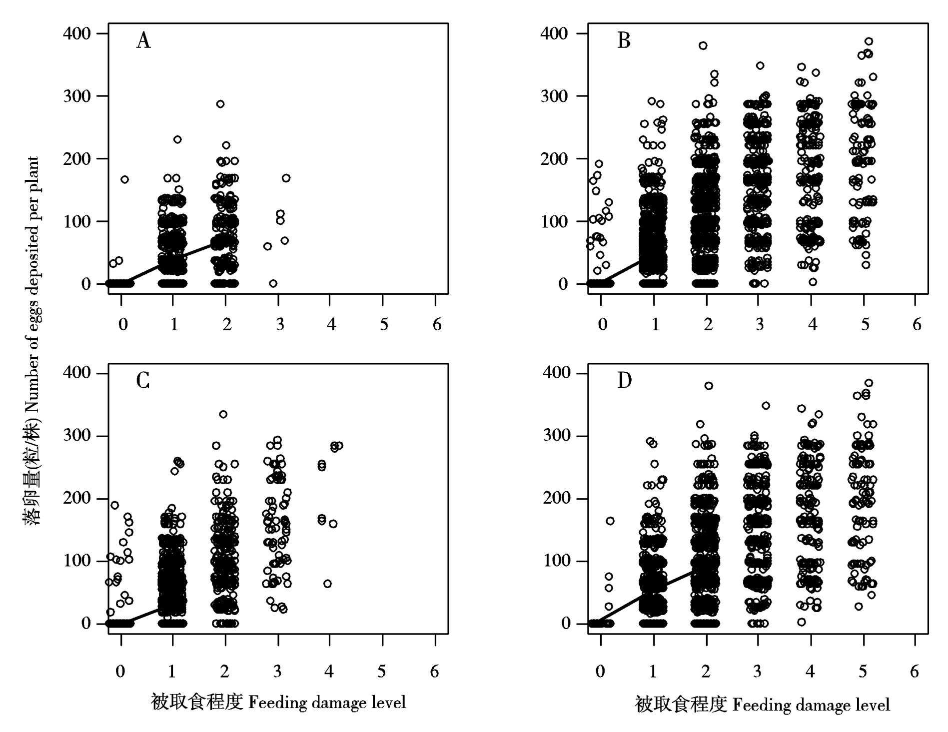


图 2　不同光照和生长期豚草上的落卵量随被取食程度变化的趋势

Fig. 2　Variation in number of eggs with feeding damage level of *Ambrosia artemisiifolia*

A：遮阴 Shading；B：暴露 Sunny；C：营养生长期 Vegetative growth stage；D：开花期 Blossom stage. 为显示落卵数随各因素变化的趋势，均采用非参数平滑方法拟合曲线 Non-parametric smoothing was used to show variation trend. 为尽可能避免数据点重叠，作图时采用抖动处理 Jittering was used to avoid overlapping of observation points. 下同 The same below.

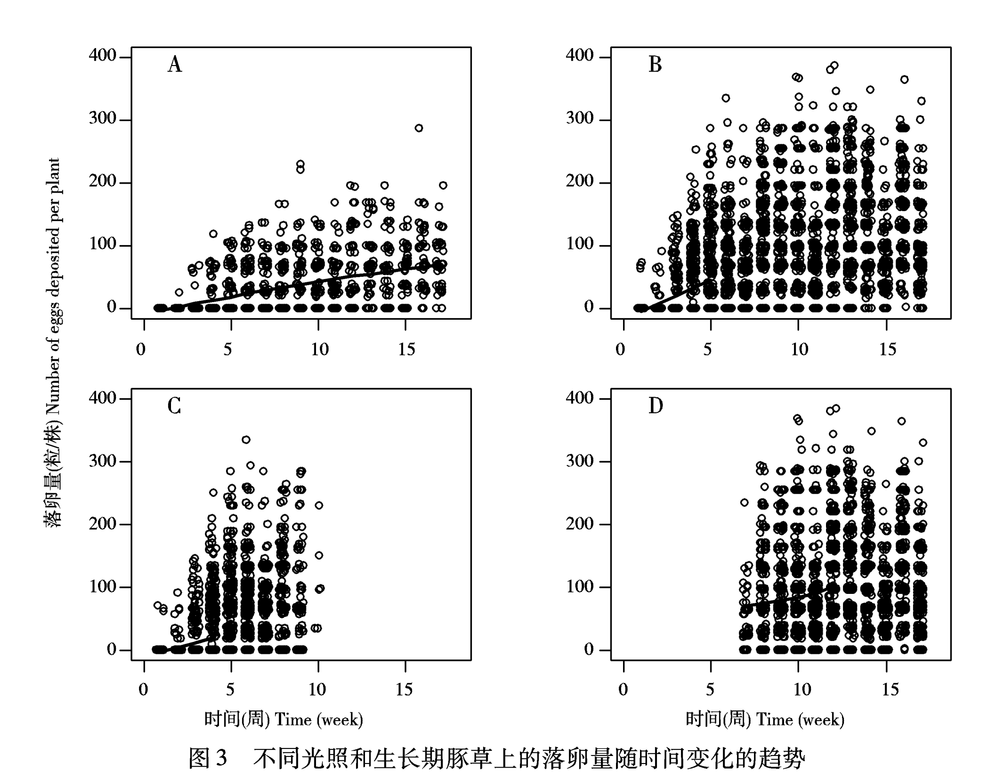


图 3　不同光照和生长期豚草上的落卵量随时间变化的趋势

Fig. 3　Variation in number of eggs deposited with seasonal progress in weeks on *Ambrosia artemisiifolia*

调查时间 Survey time：2009 年 6 月 7 日至 9 月 1 日 From 7th June to 1st September, 2009.

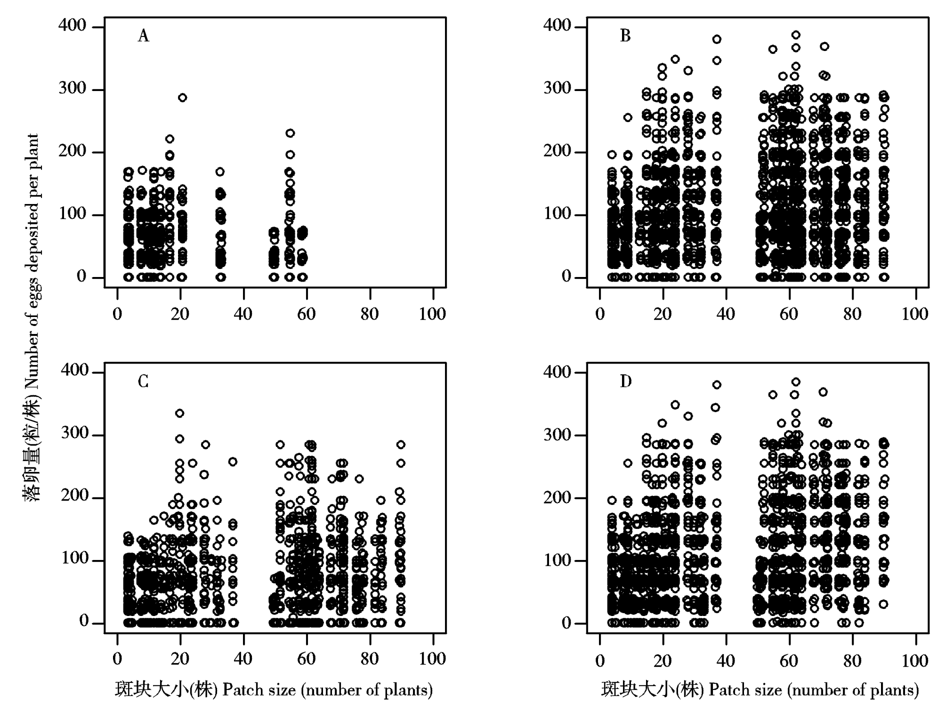


图 4 不同光照和生长期豚草上的落卵量随斑块大小变化的趋势

Fig. 4 Variation in number of eggs deposited on plants with patch size of *Ambrosia artemisiifolia*

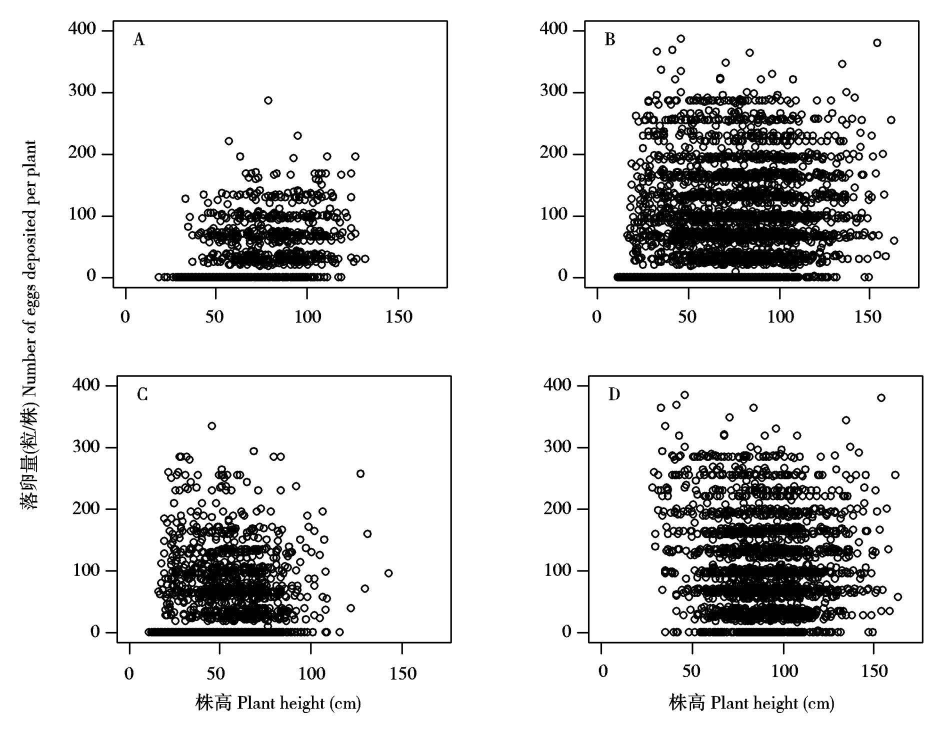


图 5 不同光照和生长期豚草上的落卵量随株高变化的趋势

Fig. 5 Variation in number of eggs deposited on plants with plant height of *Ambrosia artemisiifolia*

寄主植物化学信号做出降落的决定后，依靠视觉信号不加区分地选择绿色对象降落，如在寄主植物叶片上降落(‘适当降落’)或非寄主植物上降落(‘非适当降落’)，但不选择棕色对象(如土壤)降落；若降落适当，则继续评价寄主植物，若降落不适当，则继续搜寻。该理论合理地解释了蚜虫等部分低空飞行昆虫的寄主搜寻行为，也可用于广聚萤叶甲的寄主搜寻。

我们在野外的观察发现，广聚萤叶甲在夏季气温较高时可以作低空飞行(15 m 高楼层上露天种植的豚草必须罩盖才能免于叶甲的感染)；在城郊结合处复杂的异质空间中，常见孤立的豚草斑块上被高密度叶甲取食。据在日本的调查发现，广聚萤叶甲成虫可在苍耳上越冬，从越冬场所出蛰的成虫具有较强的扩散能力(Watanabe and Hirai，2004)。如果广聚萤叶甲主要依靠低空飞行搜寻寄主，则反映豚草所在空间位置的特征(如遮阴或暴露)和反映寄主植物结构(如豚草斑块大小、株高)等因素可能成为其降落决定的依据。该预测得到了本研究调查结果的支持，豚草斑块大小及其与光照因素互作、株高等因素显著影响叶甲是否选择豚草产卵(即产卵发生概率)。对萤叶甲亚科其他种的研究也支持上述预测(Bach，1984；Meiners and Obermaier，2004)。

植食性昆虫从远距离找到寄主植物后，还需要对寄主植物进行评价，然后决定是否产卵。是否接受某株寄主植物产卵，不仅与植物的物理特性(如叶片结构、表皮蜡质层)和化学特性(如原有的挥发性化学物质、取食和产卵诱导产生的化学物质)有关(Hilker and Meiners，2011)，而且与昆虫本身的实时状态(如产卵经历、抱卵量、寄主剥夺等)有关(Bernays and Chapman，1994)。伴随植物从营养生长阶段向生殖生长过渡，光合产物运输从以营养器官为主转向以生殖器官为主，所以，如果子代幼虫以营养器官为食，雌虫理应选择营养生长期植物产卵。植物在不同生长发育时期释放出的化学气味不同，从而可能成为昆虫产卵选择寄主植物的信号(Reisenman *et al*.，2010)。本研究表明，豚草生育期因素(营养生长期或开花期)单独及其与其他因子互作显著影响产卵发生概率和落卵数量，例如，与营养生长期豚草相比，开花期豚草被选择产卵的概率显著降低，落卵数量显著减少；在豚草营养生长期落卵数量随时间明显增多，但在开花期该趋势不明显。

对许多植物的研究发现，植食性昆虫的取食会诱导植物产生防卫反应，通常释放挥发性化学物质(Karban and Baldwin，1997)，使其他植食性昆虫个体在远距离就可感受到，从而引导其他昆虫的搜寻和选择(Hilker and Meiners，2002)。例如，对几种叶甲的研究发现，成虫偏好选择被同类取食过的植株(Fernandez and Hilker，2007)。通常，植物受取食诱导释放的挥发性化学物质的量随植株被取食程度增大而增加(Karban and Baldwin，1997)，当化学物质释放量较小时，意味着植物刚被取食，此时昆虫趋向于这样的植株不仅提高搜寻效率，而且“省去”评价寄主适宜与否的过程；但当寄主植物被严重取食而释放大量化学物质时，意味着该植物已被大量其他同类占领，此时选择这样的植株产卵显然不利于子代幼虫的生长和存活。所以，应该存在某种机制避免昆虫过度利用植株。对此，Städler(2002)认为，植食性昆虫的反应可能随释放的化学物质的质和量不同而存在差异。如果植物释放的化学物质在被昆虫取食程度不同时组分亦不同，植食性昆虫便可以利用这种变化来感知寄主植物受害程度，但从植物被取食后释放化学物质的功能——吸引害虫的天敌出发，只要不断释放大量同样的物质就可以吸引来更多的天敌，故自然选择不会保留更复杂的变换化学组分的策略。另一种解释是，昆虫在选择寄主植物过程中，不单依据植物被同类取食后释放的挥发性化学物质的量，而且参考其他因素，这些因素能够阻止昆虫选择那些已被严重取食的植物。本研究为这一解释提供了证据，虽然豚草被取食程度本身显著提高产卵发生概率和落卵数量，但在另两个因素存在的情况下，产卵发生概率和落卵数量显著降低，例如，随时间(季节)推进，豚草被取食程度每增加 1 级，产卵发生概率降低 10%，落卵数量减少 2%；在豚草开花期，被取食程度每增加 1 级，产卵发生概率降低近 56%，落卵数量减少约 10%。然而，虽然其他因素的存在在一定程度上降低了广聚萤叶甲选择被严重取食豚草产卵的可能性，但似乎难以抵消豚草被取食程度单独的促进作用(使产卵发生概率提高 13.8 倍，落卵数增加近1.5倍)。此时有必要考虑另外一个因素，豚草和广聚萤叶甲都是原产于北美的物种，在原产地广聚萤叶甲面临着较大的天敌压力，故即使产卵较多(在消极因素存在的情况下)，天敌仍可控制植株上的幼虫数量避免超过其负载力，从而避免过度竞争；而在入侵地新的环境中，叶甲由于失去天敌的控制常常超过植株的负载力，野外常见叶片被取食殆尽的豚草植株上，仍有大量幼虫存在。

致谢　南京农业大学植物保护学院王宏媛硕士在实验中给予帮助，本科生李潇桐、李春等参加部分调查工作，特此感谢。

参 考 文 献 (References)

Bach CE, 1984. Plant spatial pattern and herbivore population

dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology*, 65: 175 – 190.

Bernays EA, Chapman RF, 1994. Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman & Hall, New York.

Bonebrake TC, Boggs CL, McNally JM, Ranganathan J, Ehrlich PR, 2010. Oviposition behavior and offspring performance in herbivorous insects: consequences of climatic and habitat heterogeneity. *Oikos*, 119: 927 – 934.

Cameron AC, Trivedi PK, 1998. Regression Analysis of Count Data. Cambridge University Press, Cambridge.

Chen HS, Zhou ZS, Guo JY, Wang M, Peng ZP, 2009. A review on population control of the ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*. *Plant Protection*, 35(2): 20 – 24. [陈红松, 周忠实, 郭建英, 王沫, 彭兆普, 2009. 豚草(*Ambrosia artemisiifolia* L.)种群控制研究概况. 植物保护, 35(2): 20 – 24.

Cunningham RB, Lindenmayer DB, 2005. Modeling count data of rare species: some statistical issues. *Ecology*, 86(5): 1135 – 1142.

Fernandez P, Hilker M, 2007. Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology*, 8: 97 – 116.

Finch S, Collier RH, 2000. Host-plant selection by insects – a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96: 91 – 102.

Hilker M, Meiners T, 2002. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 104: 181 – 192.

Hilker M, Meiners T, 2011. Plants and insect eggs: how do they affect each other? *Phytochemistry*, 72: 1612 – 1623.

Huang HY, Xu J, 2009. *Ophraella communa*, a kind of hexapod specially feeding on ragweed found in Shaoguan. *Chinese Journal of Biological Control*, 25(4): 374 – 375. [黄红英, 徐剑, 2009. 韶关发现专取食豚草的昆虫——广聚萤叶甲. 中国生物防治, 25(4): 374 – 375]

Jaenike J, 1978. On optimal oviposition behaviour in phytophagous insects. *Theor. Popul. Biol.*, 14: 350 – 356.

Karban R, Baldwin IT, 1997. Induced Responses to Herbivory. University of Chicago Press, Chicago.

Mayhew PJ, 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends Ecol. Evol.*, 16: 165 – 167.

Meiners T, Obermaier E, 2004. Hide and seek on two spatial scales-vegetation structure effects herbivore oviposition and egg parasitism. *Basic and Applied Ecology*, 5: 87 – 94.

Meng L, Li BP, 2005. Advances on biology and host specificity of the newly introduced beetle, *Ophraella communa* Lesage (Coleoptera: Chrysomelidae), attacking *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae) in continent of China. *Chinese Journal of Biological Control*, 21(2): 65 – 69. [孟玲, 李保平, 2005. 新近传入我国大陆取食豚草的广聚萤叶甲. 中国生物防治, 21(2): 65 – 69]

Meng L, Xu J, Li HB, 2007. Dispersal and bionomics of the alien *Ophraella communa* in China mainland. *Chinese Journal of Biological Control*, 23(1): 5 – 10. [孟玲, 徐军, 李海波, 2007. 外来广聚萤叶甲在我国的扩散及生活史特征. 中国生物防治, 23(1): 5 – 10]

R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3, URL http://www.R-project.org/.

Reisenman, CE, Riffell JA, Bernays E, Hildebrand JG, 2010. Antagonistic effects of floral scent in an insect-plant interaction. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 277: 2371 – 2379.

Scheirs J, 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos*, 96: 187 – 191

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology. Oxford University Press, London.

Städler E, 2002. Plant chemicals important for egg deposition in herbivorous insects. In: Hilker M, Meiners T eds. Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition. Blackwell Publishing Ltd., Berlin. 171 – 197.

Stephens DW, Krebs JR, 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.

Watanabe M, Hirai Y, 2004. Host-use pattern of the ragweed beetle *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae) for overwintering and reproduction in Tsukuba. *Appl. Entomol. Zool.*, 39: 249 – 254.

Zeileis A, Kleiber C, Jackman S, 2008. Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*, 27(8): 1 – 25.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM, 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

(责任编辑: 袁德成)